



## Effekt av habitat på täthetsdynamik mellan stensimpa och ung öring i svenska vattendrag



**Olof Tellström**



# Examensarbete i ämnet biologi

2013:14

## **Effekt av habitat på täthetsdynamik mellan stensimpa och ung öring i svenska vattendrag**

**The effect of the habitat on population dynamics between sculpin and  
young brown trout in Sweden**

**Olof Tellström**

Keywords: trout, sculpin, interaction, habitat, densities

**Handledare: Gustav Hellström och Anders Alanärrä**  
**Examinator: Carin Magnhagen**

**30 hp, A1E**  
**Kurskod EX0508**  
Program: Jägmästarprogrammet

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet  
Fakulteten för skogsvetenskap  
Institutionen för vilt, fisk och miljö

Swedish University of Agricultural Sciences  
Faculty of Forestry  
Dept. of Wildlife, Fish, and Environmental Studies

Umeå 2013

## Inledning

Öring (*Salmo trutta*) och stensimpa (*Cottus gobio*) är två vanligt förekommande arter i Sverige. En fråga som lyfts allt mer frekvent i olika artiklar och publikationer är hur dessa två arter påverkar varandra och vilka faktorer som påverkar denna interaktion. (Gabler & Amundsen 1999, Holmen et al. 2003, Elliot 2006, Hesthagen et al. 2010). Öring är en art med hög socioekonomisk status bland annat för sitt rekreativsvärde (exempelvis sportfiske) och många miljövårdande åtgärder har som mål att skapa förbättrade villkor för öringen. Simpors socioekonomiska status är ringa, men för att skapa fler starka öringsbestånd i våra svenska vatten kan det vara viktigt att förstå vilken inverkan simpa har på öringen.

Ur ett ekologiskt restaureringsperspektiv anses öring och simpa likvärdiga och åtgärder ska vidtas som främjar båda arterna. Arterna återfinns ofta inom samma habitat i strömmande vattendrag. Det finns liten kunskap om hur dessa arter interagerar med varandra, exempelvis med avseende på konkurrens och predation.

Karaktären hos och effekten av interaktion mellan arter kan till stor del påverkas av det fysiska habitatet, det vill säga de abiotiska faktorerna som råder i vattendraget (Dunson and Travis 1991, Sanford 1999, Malenke 2011). Att förstå inverkan av de abiotiska faktorerna på dynamiken mellan simpa och öring kan öka kunskapen om arternas ekologiska roll och begränsningar, samt ge ett underlag till att bättre prediktera utfallet av miljövårdsåtgärder till exempel vid flottningsåterställning i vattendrag.

## Mellanartsinteraktion

Interaktion mellan arter kan vara direkt (till exempel genom predation av en art på en annan) och/eller indirekt (till exempel att två arter konkurrerar om samma abiotiska eller biotiska resurs). När två arter har liknande ekologi inom samma system kan interaktionen ofta beskrivas i olika grader och typer av konkurrens. Konkurrens påverkar arterna negativt genom att på olika sätt begränsa den andra artens resurser och därmed minska dess fitness. Schoener (1983) delar in konkurrens mellan arter i olika typer. Den vanligaste formen av konkurrens mellan djurarter i sötvatten sker på grund av överlappande diet eller explorativt utnyttjande av samma resurs, till exempel kamp om attraktiva habitat (Schoener 1985).

Förutsättningarna för en organism i ett ekosystem beror på systemets biotiska förutsättningar (till exempel tillgång till föda) samt abiotiska förutsättningar (till exempel tillgången till lämpligt habitat) och konkurrens mellan arter kan avse både abiotiska och biotiska faktorer. Artens abiotiska och biotiska krav formar det ekologiska fönster inom vilken arten kan existera. Det finns ofta ett intervall av förutsättningar till vilket arten är optimalt anpassad, en så kallad fundamental nisch. Mellanartskonkurrens och begränsningar i miljön gör att detta optimala intervall sällan infinner sig eftersom det finns en annan art inom samma system med liknande anspråk på tillgängliga resurser. Enligt fundamental nisch-teori kan två arter med exakt samma nisch inte existera inom samma system. Arterna blir då i stället hänvisade till ett så kallat "realiserat resursintervall" inom vilket artens framgång och utbredning är påverkad av interaktionen med andra arter i systemet (Whittaker 1967). Mellanartskonkurrensen mellan simpa och öring är komplex och kan formas av många olika faktorer, som till exempel födotillgång och överlappning i födopreferens (Hartley 1948; Gabler and Amundsen, 1999), densitetsberoende

populationsreglering (Elliot 2006), antropogena störningar (Utzinger et al. 1998) samt tillgång till lämpligt habitat (Elliot 2006).

I ett ekosystem kan sammankopplingen och interaktionen mellan arter beskrivas i en så kallad näringsväv där olika arters position i väven baseras på deras funktion och realiserade resursintervall. Både biotiska och abiotiska faktorer påverkar dynamiken i en sådan näringsväv. De främsta faktorerna som påverkar hur en näringsväv är uppbyggd i ett vattendrag är; vilken geografisk utbredning organismerna har med hänsyn till dess ekologiska nisch (Thompson and Townsend 2003); vattendragets typ (å, bäck, älv eller flod) eller klass (ordning inom ett vattensystem) (Vannote et al. 1980, Hawkins and Sedell 1981); vattendragets geomorfologi (t.ex. erosion och vittring av substratet) (Pepin and Hauer 2002); vattendragets sammansättning av substrat (Lee and Hershey 2000); vattendragets fallhöjd (Gregory et al. 1991); vattendragets grad av störning (Townsend et al. 1998); temperatur (Ward and Stanford 1982); strandzon (Cummins et al. 1989, Thompson and Townsend 2003), samt näringstillgång (Frost et al. 2002).

Täthetsdynamiken mellan två arter kan påverkas av den relativa densiteten av den ena arten jämfört med den andra (Elliot, 2006). Vattnets abiotiska förutsättningar sätter ofta grunden för vattendragets ekologiska funktion för de ingående organismerna (Wetzel 2001) och utgör således själva grundvalen för hur konkurrens och interaktioner mellan arter inom systemet tar sig i uttryck. För att bättre förstå interaktion mellan arter behövs således inte bara kunskap om hur arternas ekologiska fönster överlappar, utan också i hög grad om hur olika abiotiska miljövariabler påverkar denna överlappning.

### **Simpons och öringens biologi**

Stensimpa (*Cottus gobio*) är en bentisk art som lever i rinnande vatten. Studier har visat att simpor i höglänta lokaler innehåller fler ålderklasser och förekommer i lägre densiteter än låglänta vattendrag (Crisp *et al.* 1974, Mills & Mann 1983). Stensimpan hör till de minsta arterna i släktet *Cottus* med en maxlängd på cirka 15cm och maximal vikt på cirka 28gram (Maitland & Campbell 1992). Arten kan vara mycket territoriell och försvarar ofta ett revir genom hotbeteende som till exempel utspärning av gällock och färgskiftningar (Ladich 1989). Förutom att den ofta prederas på av andra större fiskar så kan även piscivora fåglar vara en mycket aktiv predator på simpor (Ormerod & Tyler, 1991). Födan består mestadels av bentiska evertetrater. Mindre simpor föredrar chironomider och födan ökar i storlek till Trichoptera och tidvis annan fisk i och med att simpan växer och dess munstorlek ökar (Andreasson, 1971). Bergsimpa *Cottus poecilopus* är i Sverige nattaktiva under sommaren och skiftar till att bli dagaktiva under vintern. Det finns undantag för detta mönster framförallt i södra delarna av Sverige där de är nattaktiva under vintern. *Cottus gobio* har ett temperaturintervall på 1-16 grader Celsius (Adamicka 1991, Bogutskaya 2007). Utbredningen av simpor är starkt begränsat i ett vattendrag som innehåller vandringshinder. Detta beror på att de har svårt att passera hinder med en höjd över 25cm (Utzinger et al. 1998). Så länge tillgången på syre är tillräcklig så är simpor mycket toleranta mot höga halter av löst kväve. Heterogent bottenmaterial med grövre stenar och grus gynnar förekomsten av simpa då det erbjuder lämpligt habitat under hela fiskens ontogeni (Smyly 1957, Mills and Mann 1983).

Äldre ålderskohorter av öring uppvisar en diurnal preferens av habitat och föredrar djupare snabbflytande vatten under dagen och lugnare, mer grunda habitat på natten (Jonsson and Jonsson 2011). I strömmande vatten är öringen främst visuella predatorer som lever primärt

av drivande insekter och zooplankton (Allan 1978, Bachmann 1984). För nyckläckta 0+ öringar med absorberad gulesäck (<26mm) är den viktigaste födan insekter från familjen Chironomidae (Insecta: Diptera) (Allen, 1941, McCormack 1962). Heterogeniteten och mängden av föda som öringen intar ökar också i och med att temperaturen stiger (Bisson 1978, Irvine & Northcote 1983). Under den första yngeltiden föredrar unga öringar oftast grunda långsamflytande strandzoner med ett djup av <20cm (Kennedy and Strange 1982, Johnson & Kucera, 1985, Moore & Gregory, 1988). Allt eftersom de växer flyttar de ut på djupare vatten med högre vattenhastighet (Jonsson and Jonsson 2011.). Efter att ynglen lämnat redet och sökt sig till sina ståndplatser är de starkt territoriella och under den här perioden är inomartskonkurrensen om föda och ståndplatser intensiv (Elliot 1990). Öringens temperaturintervall för tillväxt är beroende av födotillgång och vilken temperatur vattnet har. Vid normal tillgång till föda växer öringen inom temperaturintervallet 4-19 grader. (Elliot, 1994)

## **Syfte**

Detta arbete undersöker effekten av sex olika miljövariabler på populationstätheter av sympatriska simpor och öringar i vattendrag i Sverige. De sex variablerna som undersöks är vattendragets altitud, bredd, medeldjup, longitud, temperatur samt substratkomposition. Med dessa variabler försöker jag förklara variationen i tätheter av simpa och 0+ öring i vattendragen. Resultaten diskuteras utifrån tidigare studiers resultat samt allmänna ekologiska teorier om interaktioner och dynamik mellan arter.

## **Metod**

Detta arbete baseras helt på data från Svenska elfiskeregistret och de kvantitativa och kvalitativa elfisken gällande förekomsten av öring och simpa som genomfördes mellan åren 1974 och 2008. Det analyserade datat utgick endast från 0+ öringar under sitt första levnadsår och övriga ålderskohorter exkluderades ur studien. Elfiskeregistret är en nationell databas (inrättad 1989) som medfinansieras av Hav- och vattenmyndigheten samt Sveriges lantbruksuniversitet (SLU). Svenska elfiskeregistret administreras av SLU. Idag finns cirka 48000 elfisketillfällen fördelade på 15500 elfiskelokaler noterade i databasen.

Elfiske som inventeringsmetod lämpar sig bra i mindre rinnande vatten. Det är av stor vikt att provytan är vadbar och att vattenhastigheten inte överstiger <1 m/s (Havs och Vattenmyndigheten 2010). Vid en elfiskeinventering undersöks antalet förekommande fiskarter samt antal individer av varje art. Den mängd data som registreras kan dock variera beroende på vilket syfte provfisket har, exempelvis huruvida elfisket är kvantitativt eller kvalitativt.

Kvantitativt elfiske innebär att flera utfisken sker på samma lokal. Efter varje utfiske sparas den fångade fisken i hinkar. Om utfiskena sker på rätt sätt kommer färre och färre fiskar fångas ju fler utfisken som genomförs. Utifrån data från minst två utfisken, varav det andra utfisket innehåller färre fiskar än det första, kan man beräkna den totala mängd fisk som finns i lokalen genom att anpassa en regressionslinje mellan antal utfisken och antal fångade fiskar. För att få pålitliga skattningar av fisktätheter vid kvantitativa provfisken behövs i regel minst tre utfisken på varje lokal. Är fångstbarheten låg bör ytterligare fisken göras för att kunna skatta fisktätheten (Degerman och Sers 1999).

Vid kvalitativt elfiske sker bara ett elfiske vilket gör att fisktätheter inte kan skattas utifrån sannoliketskalkyler för upprepade utfisken. Populationstätheter beräknas istället med hjälp av en koefficient för fångstbarhet som beskriver fångsteffektiviteten för den specifika arten enligt följande formel:

$$\text{Relativt antal ind./100 m}^2 = (\text{Antal fångade individer/fångstbarhetskoefficient})/(\text{Arean/100}).$$

Fångstbarhetskoefficienten för varje art är unik och baseras på artens beteende och fysiologi, till exempel tillbakabildad simblåsa, som skulle kunna påverka fångstbarheten för provfiskaren. Olika arter reagerar olika på elektriska fält vilket gör att sannolikheten att fångas vid elfiske varierar mellan arter. Exempelvis är medelvärdet för fångstbarhetskoefficienten för 0+ öring vid första provfisketillfället  $p_1 = 0,48$  och för stensimpa  $p_1 = 0,3$  (Degerman & Sers, 1999). Att simpa har lägre fångstbarhetskoefficient än öringen kan också knytas till att simpan har en tillbakabildad simblåsa, vilket gör att bedövad simpa rullar längs botten istället för att stiga mot ytan. Detta gör att den blir mer svår fångad. Den svenska standardiseringen för elfiske uppdaterades (2002) till Version 1:3, 2002-06-20 så att kvalitativa och kvantitativa elfisken nyttjas som två varianter av samma metod istället för två olika metoder, vilket innebär att täthetsestimat från båda metoderna har likställts.

Det kvantitativa datasetet i elfiskedatabasen är utfört som en provvysstrategi där provtytor antingen väljs ut för att representera hela vattendraget eller ett specifikt habitat, till exempel lekbotten för öring som fiskas under flera år, undersöks. Om syftet med provfisket är att undersöka förekommande fiskarter är det fördelaktigt att förlägga provtytorna till lokaler med förväntad hög förekomst av nyckelarten (Degerman m.fl. 1994).

Vid ett kvalitativt provfiske ska rak likström användas och vid kvantitativt elfiske kan även pulserande likström användas (Degerman & Sers 1999). Som strömkälla till fisket kan antingen ett stationärt elverk eller ett portabelt batteri användas. Vid själva fisket utses först en provfiskeyta. Därefter fiskas vattnet av uppströms i 4-8 sekunders elströmsintervaller med en strömförande anod. Denna metod bedövar fisken som då kan fångas upp med håv. En andra fiskare tar upp den bedövade fisken i en hink. Det är av stor vikt att provfiskaren är konsekvent i sitt fiske av provytan för att undvika oönskad varians i fångstbarheten. Medhjälparen transporterar den infångade fisken nedströms för provtagning och datainsamling. För att underlätta datainsamling samt provtagning bedövas fisken lätt med ett bedövningsmedel.

För datainsamlandet finns ett standardiserat elfiskeprotokoll som fylls i av provfiskaren. Insamlad fisk mäts, vägs samt om möjligt ålders klassificeras baserat på de längduppgifter som noteras. I datasetet som använts till detta arbete har öring åldersklassats utifrån längd samt kategoriserats i åldersgrupper 0+ och >0+, medan simpa redovisats utan åldersfördelning. Datat som använts omfattar även elfisken från 70-talet och dessa data har korrigerats för att bli jämförbara med dagens fiskestandard.

Vid varje elfiske noteras även abiotiska variabler. Varje provfiskad lokals medeldjup beräknas via en transektbaserad djupmätning som täcker hela lokalen. I varje transekt mäts djupet med tumstock i tre punkter (vid 1/4 bredd av vattendraget, i mitten av vattendraget samt vid 3/4 bredd). Vattendragets bredd avser provfiskelokalens bredd på vattenspegeln. Vattentemperaturen uppmäts i ytvattnet (0.2-0.3 m djup) och tas vid tidpunkten för

provfiskeperioden. Dominerande substrattyp för varje provfiskelokal bedöms visuellt. Bottensubstrattyp klassas enligt följande; finsediment (<0.02 mm); sand (0.02-0.2 mm); grus (0.2-2.0 mm); mindre sten (2.0–10 mm); större sten (10-20 mm); mindre block (20-30 mm); medelstora block (30-40 mm); större block (40-200 mm) och; håll (>200 mm). Altitud och longitud för provfiskelokalen fås via topografisk karta över området (Sers 2012).

## Analys

I analysen undersöks sex olika miljövariablers effekt på täthetsdynamiken mellan öring och simpa. Miljövariablerna som testades var elfiskelokalens altitud, bredd, medeldjup, latitud, temperatur samt substratkomposition (Tabell 1). Som responsvariabel användes proportionen av 0+ öring i förhållande till simpa, med avseende på tätheter uttryckt som antal fisk per 100 m<sup>2</sup>. Endast vattendrag med både simpa och 0+ öring användes, och av dessa vattendrag utselektades alla vattendrag som hade observationer på samtliga sex miljövariabler. Elfiskelokaler med medeldjup >0.6 m och medelbredd >30 m selekterades bort då de stod ut som extremobservationer och skulle ge en alltför stor snedfördelning av resultatet i analysen. Lokaler med lägre totala tätheter (Öring + Simpa) än 10 fisk per 100 m<sup>2</sup>, samt högre tätheter än 400 fisk per 100 m<sup>2</sup> användes inte i analysen för att undvika extremer. Det slutgiltiga datasetet som användes för analys bestod av 4839 provfisken, fördelat över 510 bäckar och 1940 olika elfiskelokaler.

Tabell 1. Ingående data i form av tätheter för analyserade variabler i analysen; Visar Min. (lägsta värdet) medel (medelvärde) och Max (maxvärdet) för de fem miljövariablerna och frekvenser av simpa och öring, exkluderat substrat som är uttryckt som klass.

	Min.	Medel	Max.
<i>Cottus cf. gobio</i>	0,1	33,2	1250
<i>Salmo trutta</i> 0+	0,1	15,1	611,2
Altitud	1	129,4	612
Medeldjup	0	0,3	1,2
Longitud	61	68,8	76
Vattentemperatur	0	13,4	26,5
Vattendragsbredd	0,5	7,4	60

För att undersöka om miljövariablerna var starkt korrelerade med varandra utfördes Pearsons korrelationstest mellan par av samtliga variabler. Enligt Zuur et al (2007) indikerar variabelpar med värdet  $r \geq 0.6$  hög korrelation. Detta innebär att båda variablerna kommer förklara ungefär samma variation i responsvariabeln och Zuur et al (2007) rekommenderar således att bara en av två högt korrelerade variabler används. I mitt dataset hade dock inga variabelpar en korrelation över 0.6 (se appendix, figur 1) och således användes samtliga i vidare analys. För att undersöka linjäriteten på relationen mellan en kontinuerlig miljövariabel och responsvariabel användes generaliserade additiva modeller (GAM) (Wood 2006). Alla de kontinuerliga förklarande variablerna hade en viss grad av icke linjär relation till responsvariabeln (Appendix, figur 2), dock bedömdes samtliga

variabler förutom longitud lämpliga att inkorporeras som linjära i modellen. Longitud modellerades som en tredjegradsfunktion.

Ett problem med datasetet var den höga risken för pseudoreplikation vid den statistiska analysen. De statistiska modellerna som användes har antagandet att samtliga observationer är oberoende av varandra. Datasetet som använts i denna studie innehåller flera vattendrag och varje vattendrag kan ha flera elfiskelokaler. Upprepade observationer från samma lokaler och vattendrag skapar beroendestrukturer i data och man kan anta att observationer från till exempel samma lokal är korrelerade med varandra och därför inte är oberoende. För att undvika beroendestrukturer i dataresultatet användes så kallade "blandmodeller" (mixed models) där observationer tillåts vara korrelerade inom samma elfiskelokal och/eller vattendrag.

Sannolikheten att en fisk som fångas vid en elfiskelokal är en 0+ öring istället för en simpa modellerades som en funktion av lokalens altitud, bredd, medeldjup, latitud, temperatur och substratkomposition. Då responsvariabeln är uttryckt som en proportion användes binominal fördelning. Variablerna lokal och vattendrag innebar beroendestruktur i datat, därför lades variabeln för lokal som "nestad" i vattendrag och inkorporerades som "random effects" i blandmodellen. Detta innebar att risken för beroendestrukturen för datapunkter inom samma vattendrag eliminerades. En viktad regression användes vilket möjliggör hänsyntagande till skillnader i totala tätheter mellan lokalerna. Detta innebär att även om responsvariabeln uttrycktes som "proportion", så kom en lokal med låga tätheter att viktas lägre i modellen jämfört med en lokal med höga tätheter (Crawley 2007). För analysen av datasetet användes programmet R som är ett gratisprogram för studenter och forskare. (R Development Core Team, 2011).

## Resultat

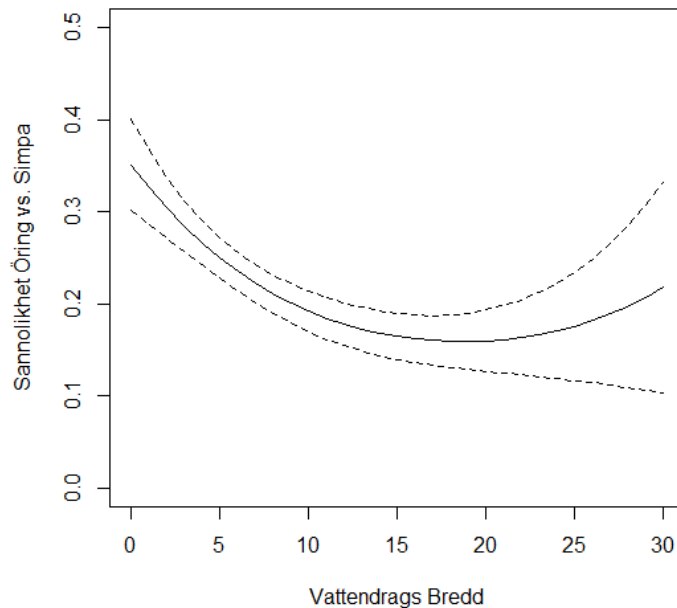
Proportionen simpa per undersökt 100 m<sup>2</sup> sträcka var i medeltal 68,9%, medan den för öring var 32,2%. Medeltätheter per undersökt provfiskesträcka (100m<sup>2</sup>) med sympatriska bestånd var 33 simpor per sträcka och cirka 15 öringar. Av de förklarande variablerna hade altitud, vattendragets bredd samt medeldjup signifikant effekt på sannolikheten att vid elfiske fånga öring jämfört med simpa (Linjär blandmodell,  $p < 0.05$ ) (Tabell 2) medan longitud, temperatur och substratklass inte var signifikanta ( $p > 0.05$ ) (Tabell 2).

Tabell 2: Signifikanser för de olika miljövariablerna avseende deras effekt på sannolikhet att vid elfiske fånga öring jämfört med simpa. Altitud, vattendragets bredd och medeldjup var signifikant, medan longitud, temperatur och substratklass inte var signifikanta

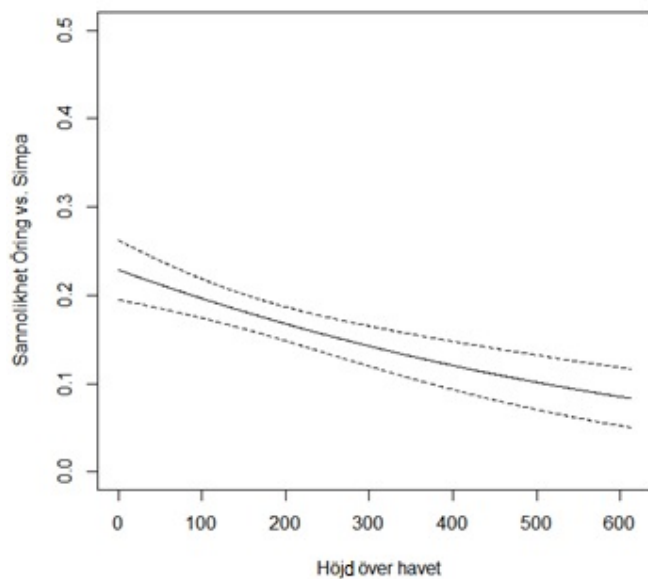
Variabel	Chisq.	Df	P-värde
Altitud	50.3	1	<0.01
Vattendragets bredd	22.9	1	<0.01
Medeldjup	22.1	1	<0.01
Longitud	3.4	1	0.17
Temperatur	1.8	1	0.06
Substratklass	10.8	5	0.05



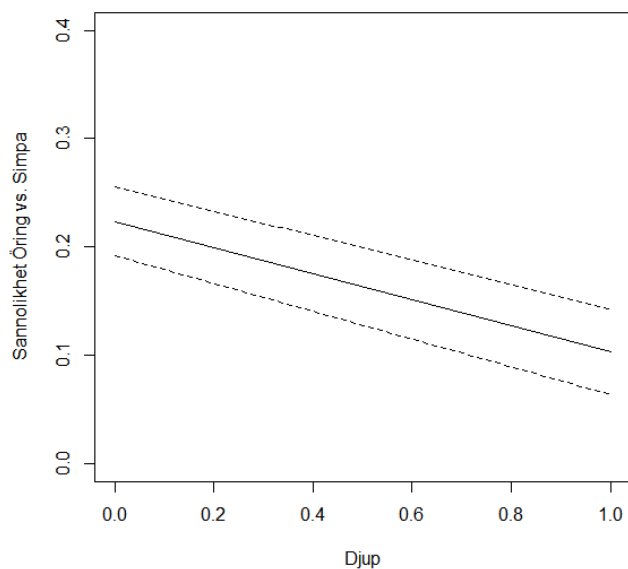
I figur 1 visas proportionen simpas och 0+ öring beroende av hur brett vattendraget är. Genom figuren kan man se att ju smalare vattendrag är, desto mer ökar proportionen 0+ öring, även fast simpas fortfarande är den dominerande arten. Vid cirka 15-20 meters vattendragsbredd avtar denna effekt. Figur 2 visar altitudens effekt på responsvariabeln i analysen. Ju högre vattendraget ligger över havet, ju lägre relativ densitet av öring jämfört mot simpas. I figur 3 ses medeldjupets effekt på fördelningen av simpas och 0+ öring i vattendraget. Figuren visar att med minskat medeldjup så ökar proportionen 0+ öring jämfört med simpas.



Figur 1. Förändring i sannolikheten att vid elfiske fånga 0+ öring istället för en simpas beroende av vattendragets bredd (m). Figuren visar medelvärde (heldragen linje) med ett övre och undre 95-procentigt konfidensintervall (streckad linje). Y-axelns enhet är procent, och x-axelns enhet är meter. Resterande variabler i modellen är satt till deras respektive medelvärde.



Figur 2. Förändring i sannolikheten att vid elfiske fånga öring jämfört med simpa över vattendragets altitud (m över havet). Y-axelns enhet är procent, och x-axelns enhet är meter. Resterande variabler i modellen är satt till deras respektive medelvärde.



Figur 3. Förändring i sannolikheten att vid elfiske fånga öring jämfört med simpa med vattendragets djup (m). Y-axelns enhet är procent, och x-axelns enhet är meter. Resterande variabler i modellen är satt till deras respektive medelvärde.

## Diskussion

### Altitud och temperatur

Temperatur hade inte en signifikant effekt på proportionen simpa/öring i analysen vilket var något oväntat. Temperaturvariationer i ett vattendrag styr livet i vattendraget på många sätt, t.ex. tidpunkten då fisken leker eller när akvatiska insekter kläcks (Hauer and Lambert, 2006). Vattentemperaturen varierar mycket mellan årstiderna i nordliga tempererade regioner, från  $<0^{\circ}\text{C}$  på vintern upp till  $>30^{\circ}\text{C}$  på sommaren (Hauer and Benke 1987, Lowe and Hauer 1999). Vattnets temperatur påverkar bland annat transporten av molekyler, mättnadsgraden av lösta gaser, samt den metaboliska aktiviteten hos olika organismer (Peters 1983, Angilletta 2009), vilket ger organismen dess ekologiska nisch i fråga om temperaturtolerans för tillväxt, reproduktion och generell optimal fitness betecknat 'optimum thermal regime' (Vannote and Sweeney 1980). Öring och simpa har olika optimala temperaturer för tillväxt (Elliot 1994; Bogutskaya 2007) vilket kan ha en inverkan på populationstätheter samt utbredningen av arterna. Detta kan innebära att öringen missgynnas medan simpor gynnas i vattendrag som ligger i den lägre utkanten av öringens temperaturintervall för tillväxt (Elliot 1994, Adamicka 1991, Bogutskaya 2007.). Under vårfloder som uppvisar höga flöden under första veckan som öringen kläcks, kan dessutom låga temperatur leda till en ökad mortalitet på ynglen (Jensen & Johnson, 1999). Att temperatur inte har någon signifikant effekt på täthetsdynamiken mellan simpa och öring i denna studie, kan bero på att temperaturdata endast representerar ett punktvärde vid ett tillfälle under året och därmed inte reflekterar årsmedeltemperaturen eller dygnsvariationer.

Däremot så visade analysen större densiteten av simpa jämfört med 0+ öring i vattendragen med högre höjd över havet, det vill säga ju högre altitud på lokalen desto lägre tätheter av öring jämfört med simpa. Detta resultat var något oväntat då tidigare studier på simpor visat att de missgynnas på lokaler på hög altitud (Crisp et al. 1974, Mills & Mann 1983). Med altitud varierar klimatet för lokalen och generellt kan man säga att med ökad altitud så sjunker lufttrycket och den atmosfäriska temperaturen, medan mängden strålning ökar (Körner, 2007). I regel sjunker medelårstemperaturen med cirka 5,5 grader Celsius per 1000 m höjd över havet (Körner, 2007). Således kan ökad altitud på lokalen ge en bra fingervisning på medeltemperatur och säsongslängd. Säsongslängd och vattentemperatur styr även insekternas livscykel och avgör tidpunkt för t.ex. kläckning för dagsländor på hög altitud (Harper and Peckarsky, 2006). Elliot (2006) konstaterade att habitatsförluster vid lågflöden med minskad vattendragsbredd och lägre andel drivande insekter gynnade simpor, medan antalet öringar minskade. Detta kan förklaras med att simpor som är bentiska predatorer som kan nyttja bytesdjur som t.ex. chironomoider och sländor under hela dess ontogeni (Andreasson, 1971) medan öringen är mer beroende av att insekterna finns tillgängligt på ytan eller drivande i vattenmassan (Allan 1978, Bachmann 1984). Detta kan tyda på att simpor är mer toleranta mot stress vid störningar i den abiotiska miljön som är vanligt i lokaler på högre altitud och bättre anpassad till en begränsad realiserad nisch (Elliot 2006, Utzinger et al. 2010).

### Medeldjup

Elfiskelokalens medeldjup hade en signifikant effekt på täthetsproportionen simpa/öring, och ju grundare vattendraget var, desto större andel öring. Över en gradient mellan 0 cm och 100 cm, så minskar proportionen öring jämfört med simpa med ca 10 % per 100 m<sup>2</sup> sträcka. Effekten av vattendragets medeldjup stämmer överens med tidigare

djuppreferensstudier som visat att öringsyngel undviker djup >20cm) under sin första levnadstid (Kennedy & Strange, 1982, Johnson & Kucera 1985, Moore & Gregory 1988) och simpor fördrar djupare vatten (>20cm) (Gosselin et al, 2010). Vilket habitat ett bytesdjur väljer kan påverkas mycket av vilket predationstryck det har (Eklöv & Svanbäck 2006). Simporns preferens för djupare vattendrag kan vara kopplat till fåglars benägenhet att predera på simpor som därmed söker sig till större djup för att undvika predation (Ormerod & Tyler, 1991).

### **Vattendragsbredd**

Vattendragets bredd hade en signifikant effekt på täthetsdynamiken mellan simpa och öring, och ju bredare vattendrag desto mindre öring. Effekten avtar vid bredder större än 20m. Intressant nog var djup och vattendragsbredd inte korrelerade i mitt dataset. 0+ öringen är anpassad till att leva i mindre habitat och vattendrag med en lägre strömordning, och de håller sig gärna i strandkanten i dessa (Eklöv et al., 1999, Elliott 1994, Armstrong et al. 2003). Elliot (2006) konstaterade att habitatsförluster vid lågflöden med minskad vattendragsbredd och lägre andel drivande insekter gynnade simpor, medan antalet öringar minskade. Det är dock möjligt att denna effekt dock mer avspeglar skillnader i stresstolerans än effekten av vattendragets bredd.

### **Substrat**

Att substratvariabeln trots datamaterialets storlek inte hade signifikant effekt på täthetsproportionen simpa/öring var oväntat. En möjlig orsak till detta är att klassningen av substrat i elfiskeprotokollet endast utgår från den dominerande substrattypen och således inte återspeglar habitatets heterogenitet och struktur. Ökad heterogenitet i vattendragets struktur och substrat gynnar simpor och äldre ålderskohorter av öring som skyddar dem från predatorer (Gosselin et al. 2010, Elliot 2004, Bachman 1984), medan 0+ öringen ofta återfinns över sandbotten som är vanligare i utkanterna av strömpooler och kantzonerna (Elliot, 2004). Det är möjligt att 0+ öring i sympatiska bestånd befinner sig inom sin realiserade nisch i fråga om substrat och är mer anpassningsbar till ett homogent habitat medan simpan gynnas av strukturell heterogenitet i habitatet, varför då denna variabel inte hade lika stor effekt i just denna studie.

### **Slutsatser**

Simpor var klart den dominerande arten i denna studie med i medeltal proportionen 67 % mot 0+ öringens 32,2 % per undersökt 100m<sup>2</sup> sträcka. Signifikansen av vattendragets djup, vattendragets medelbredd och vattendragets altitud på proportionerna av simpa och öring i allopatrisk bestånd visar att habitatets abiotiska förutsättningar kan vara signifikant för fördelningen av de båda arterna medan longitud och temperatur inte hade signifikant effekt på proportionerna av simpa och öring. Vattendragets medelbredds signifikans för responsvariabeln var något väntad då större habitat minskar interferensen mellan arter och dessa system kan eventuellt ha en generell högre ekologisk bärkraft. Men inga slutgiltiga slutsatser av alla ingående processer går att dra av vattendragets medelbredds effekt på täthetsproportionerna av simpa och öring och ytterligare studier i ämnet är nödvändigt för att fullt ut förstå dess effekt.

Signifikans i medeldjupets effekt på täthetsproportionerna av simpa och öring var väntat då ung öring gärna håller sig till grundare vatten medan simpor söker sig till djupare vatten för att undvika predation från t.ex. fåglar.

Om äldre ålderskohorter av öring hade inkluderats i studien är det troligt att miljövariablernas signifikans skulle vara något annorlunda fördelade då äldre öring och simpa troligen har en mer direkt interaktion p.g.a. en mer liknande preferens av habitat mellan arterna än vad 0+ öringen har. Kaspersson et al. (2011) fann att 0+ öring valde ståndplatser längre från forsar när äldre åldersgrupper (>1+) fanns inom samma lokal, vilket antyder att inomartskonkurrens påverkar utbredningen av 0+ öring och dess val av habitat. Hesthagen et al. (2004) kunde i en undersökning i ett vattendrag utförd i norra Norge se en ökad frekvens av drift på öringsyngel från kläckningsplatserna vid förekomst av simpa, något som skulle kunna reflektera inferensstyrt habitatval hos öringsyngel. Ökad drift av 0+ öring skulle dock också kunna vara en konsekvens av en direkt mellanartsinteraktion hos 0+ öring och simpor. Detta stödjer hypotesen att en negativ interferens mellan arterna antingen baserad på abiotiska faktorer som setts denna studie eller en eventuell konkurrenssituation om föda. Om äldre ålderskohorter av öring och simpa har en tydligare överlappning i habitatsval kan detta leda till en mer direkt inomartskonkurrenssituation med 0+ öring genom habitat. Denna faktor är något understuderad och ytterligare mekanistiska studier i hur förekomst av simpor påverkar ung öring är nödvändig.

Akvarieförsök har visat att simpor äter öringsrom (Holmen et al 2003) och äldre litteratur antyder även att de lever av yngel och rom av andra fiskar. Dock har simpor endast i undantagsfall visat tecken på piscivori eller rompredation mellan arterna i det vilda.

## **Felkällor**

För vidare kunskap om säsongslängdens effekt på dynamiken mellan simpa och öring bör temperaturmätningar vid flera tillfällen under året genomföras för att erhålla en medelårstemperatur. Detta för att bättre kunna jämföra vattendragen med avseende på temperaturbaserad mellanartskonkurrens. Att longitud inte hade någon effekt på responsvariabeln var något oväntat då det var väntat då både medelårstemperatur och säsongslängd varierar med longituden.

Ett problem vid jämförande studier med flera ingående elfisken är att det är olika provfiskare som utför dem. Detta kan göra signifikanta jämförelser (tester?) av fångstresultaten problematiska eftersom skattning av tätheter kan vara något missvisande med flera olika källor. Standardiserat provfiske som provtagningsmetod och det ingående materialets storlek i detta arbete minimerar risken för bias i den statistiska analysen på grund av felaktiga täthetsestimationer av simpa och öring. Provfisken i materialet som insamlats innan den svenska standardiserade profiskemetoden togs i bruk 2002 anses inte öka risken för bias i det analyserade materialet då metoden är likvärdig eller fullgod som den som används efter 2002.

Ytterligare en möjlig källa till bias i datamaterialet är den varierande tidpunkten under året då de olika provfiskena utfördes. Tidsperioden sträcker sig från juni till september och det är möjligt att eventuella effekter av interaktioner mellan eller inom arterna kan ge varierande resultat i fångstbarheten i de provfiskade lokalerna. Ett exempel är den ingående mortaliteten hos nykläckta öringar eftersom tätheterna är som störst vid kläckningen på

grund av densitetsberoende inomartskonkurrens (Elliot 1994). Denna inomartskonkurrens hos öringsynglen är inte korrelerad mot dess densitet cirka 33-70 dagar efter kläckning. Tidpunkten på dygnet för provfisket kan ge varianser av fångstbarhet för simpor eftersom dygnsaktiviteten varierar från norr till söder, förutom högsommarmånaderna då både öring och simpa är aktiva dygnet runt. Eftersom de flesta provfisken är utförda under sommaren eller på sensommaren då båda arterna är aktiva kan troligen de flesta provfisken anses likvärdiga avseende fångstbarhet.

## Tackord

Ett tack går till Erik Degerman och det svenska elfiskeregistret för att jag fick tillfället att jobba med detta enorma datamaterial, ett material som troligen har tagit otaliga arbetstimmar utförda av kända och okända elfiskare att samla in under nästan 30 års tid. Utan detta hade inte denna uppsats kunnat skrivas. Ett särskilt tack går till handledare Gustav Hellström för ovärderlig handledning inom statistiken och ett allmänt motiverande stöd under arbetets gång. Slutligen vill jag rikta min uppskattning till handledare Anders Alanärs för givande samtal om studiedesignens utformande och struktur som har varit till stor hjälp för att skaffa mig ett bra ramverk att jobba utifrån.

## Referenser

- Adamicka, P., 1991. Schicksal einer durchschnittlichen Koppe (*Cottus gobio* L.) im Lunzer Seebach. *Österreichs Fischerei*, 44:162-164.
- Andreasson, S., 1971. Feeding habits of a sculpin (*Cottus gobio* L. Pisces) population. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm*. No. 5 1.
- Allen K. R., 1941. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*) and feeding habits. *Journal of American Ecology*, 10:47-76.
- Angilletta, M. J. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford. Oxford University Press.
- Allan J. D. 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *American Society of Limnology and Oceanography*, 23:1231-1237
- Armstrong J.D., Kemp P.S., Kennedy G.J.A., Ladle M. & Milner M.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62:143-170.
- Bachman R.A., 1984. Foraging behaviour of free-ranging wild and hatchery brow trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113:1-32.
- Bisson P. A., 1978. Diel food selection by two sizes of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in an experimental stream. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 35:971-975.
- Irvine, J. R. and T. G. Northcote, 1983. Selection by young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in simulated stream environments for live and dead prey of different sizes. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 40: 1745-1749
- Bogutskaya, N.G., 2007. Preliminary assignment of coordinates to type localities in the Catalog of Fishes. Unpublished dbf file.
- Bohlin, T., S. Hamrin, T. G. Heggberget, G. Rasmussen och S. J. Saltveit. 1989. Electrofishing – theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173:9-43
- Crawley M. J. 2007. *The R Book*, London. John Wiley & Sons Ltd.

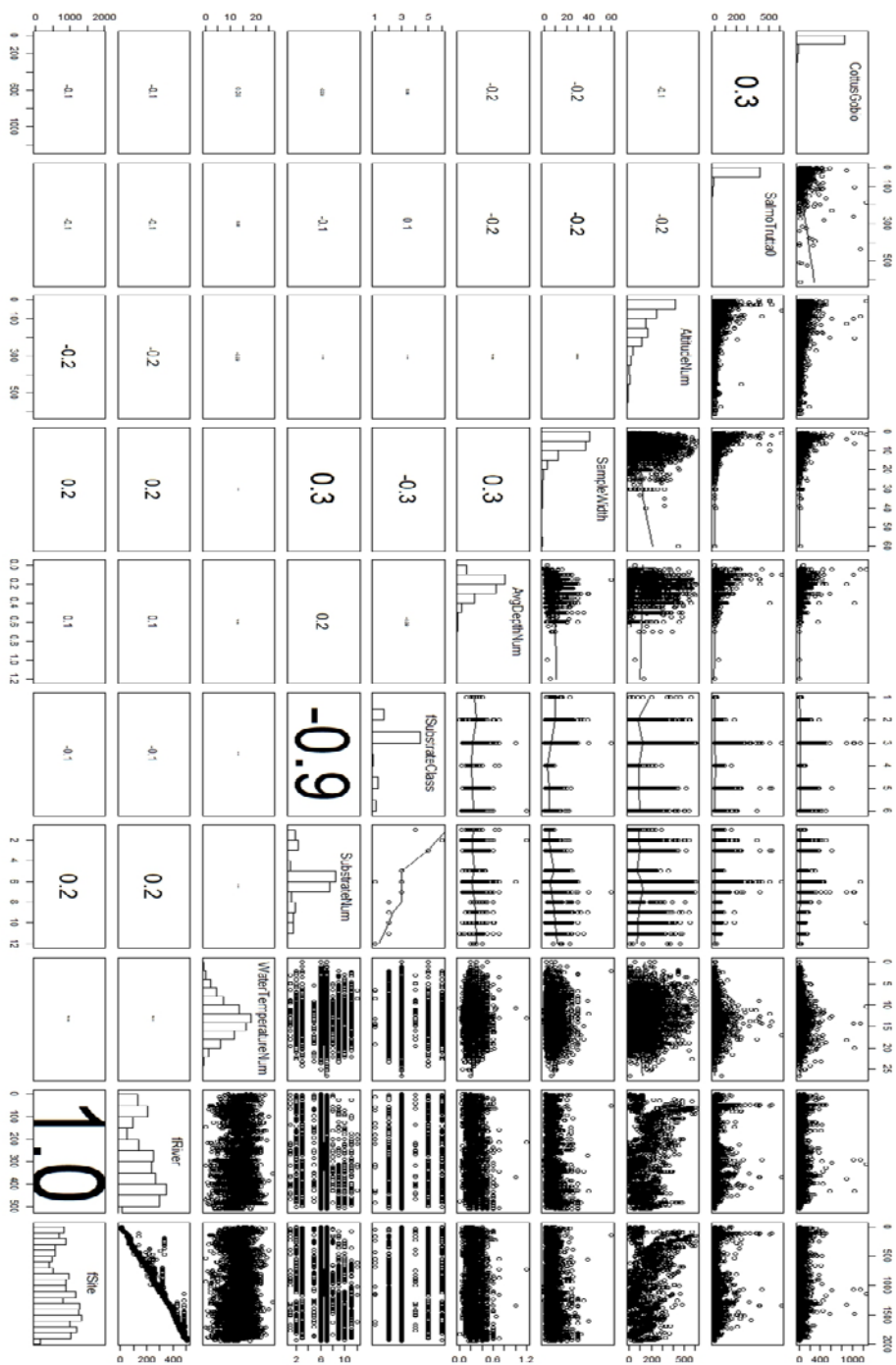
- Crisp D.T., Mann R.H.K., McCormack J.C., (1974). The populations of fish at Cow Green, Upper Teesdale, before impoundment. *Journal of Applied Ecology*, 11:969–996.
- Cummins K. W., Wilzbach M. A., Gates D. M., Perry J. B., W. Taliaferro B. 1989. Shredders and Riparian Vegetation. *BioScience*, 39:24-30.
- Degerman, E., A. Johlander, B. Sers & P. Sjöstrand. 1994. Biologisk mångfald i vattendrag - övervakning med elfiske. *Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm*, 2:67-83
- Degerman, E. och B. Sers, 1999 (reviderad 2001-08-24). *Elfiske - standardiserat elfiske och praktiska tips med betoning på säkerhet såväl för fisk som för fiskare*. Fiskeriverket Information 1999(3).
- Dunson, W. A. and J. Travis. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist*, 138:1067–1091
- Eklöv A., Greenberg L. A., Brönmark C., Larsson P., Berglund O., 1999. Influence of water quality, habitat and species richness on brown trout populations. *Journal of Fish Biology*. 54: 33-43.
- Elliot J.M., 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 59:803–818
- Elliot J. M., 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. USA. Oxford University Press.
- Elliot J. M. 2006. Periodic habitat loss alters the competitive coexistence between brown trout and bullheads in a small stream over 34 years. *Journal Of Animal Ecology*, 75:54-63
- Frost P. C., Stelzer R. S., Lamberti G. A., Elser J. J.. 2002. Ecological Stoichiometry of Trophic Interactions in the Benthos: Understanding the Role of C:N:P Ratios in Lentic and Lotic Habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, 21:515-528.
- Gabler, H. M. & Amundsen P.-A., 1999. Resource partitioning between Siberian sculpin (*Cottus poecilopus* Heckel) and Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) in a sub-Arctic river, northern Norway. *Ecol. Freshwat. Fish*. 8: 201–208.
- Gosselin M.-P., Petts G. E., Maddock I. P., 2010. Mesohabitat used by bullhead (*Cottus gobio*). *Hydrobiologia*, 652:299–310
- Gregory S.V., Swanson F.J., McKee W.A., 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*, 40:540–551
- Hartley P. H. T. 1948. Food and feeding in a community of freshwater fishes. *Journal of Animal Ecology*, 17:1-14.
- Hauer F. R. and Lambert G. A. 2006. *Methods in stream biology, second edition*, Academic press, elsiver. S. 106-107
- Hauer F.R., and Benke A.C. 1987. Influence of temperature and river hydrograph on blackfly growth rates in a subtropical blackwater river. *Journal of the North American Benthological Society*, 6:251-261.
- Havs och Vattenmyndigheten. (2010-05-05). *Elfiske i rinnande vatten* Version 1:5 <http://www.havochvatten.se/download/18.64f5b3211343cffddb280004838/Elfiske+i+rinnande+vatten.pdf>. [2013-01-20]
- Hawkins, C. P., and Sedell J. T.. 1981. Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*, 62:387-397.
- Hesthagen T., Saksgård R., Hegge O., Dervo B. K., & Skurdal J., 2004. Niche overlap between young brown trout (*Salmo trutta*) and Siberian sculpin (*Cottus poecilopus*) in a subalpine Norwegian river. *Hydrobiologia*, 521:117–125.
- Holmen J., Olsen E.N. & Vøllestad L.A. 2003. Interspecific competition between stream-dwelling brown trout and Alpine bullhead. *Journal of Fish Biology*, 62: 1312–132.

- Jensen, A. J and Johnsen B. O.. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*). *Functional Ecology*, 13: 778-785
- Johnson J. H. and Kucera P. A., 1985. Summer–autumn habitat utilization of subyearling steelhead trout in tributaries of the Clearwater River, Idaho. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 2283-2290.
- Jonsson B. and Jonsson N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat As a Template for Life Histories*. London. Springer-Verlag
- Kaspersson R., Höjesjö J. & Bohlin T. 2012. Habitat exclusion and reduced growth: a Weld experiment on the effects of inter-cohort competition in young-of-the-year brown trout. *Oecologia*, 169:733–742
- Kennedy, G. J. A. and Strange C. D., 1982. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. *Journal of Fish Biology*, 20:579-5
- Körner C. 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: :569-574
- Lee, J. O., and Hershey A. E.. 2000. Effects of aquatic bryophytes and long-term fertilization on arctic stream insects. *Journal of the North American Benthological Society*, 19:697-708.
- Lowe W. H. and Hauer F. R., 1999. Ecology of two net-spinning caddisflies in a mountain stream: distribution, abundance and metabolic response to a thermal gradient. *National Research Council of Canada*, 77: 1637-1644.
- Maitland P. S. and Campbell R.N. (1992). *Freshwater Fishes of the British Isles*. London Harper Collins.
- Malenke J. R. 2011 Condition-specific competition governs the geographic distribution and diversity of ectoparasites. *American Naturalist*, 177:522-534
- McCormack J.C., 1962. The food of young trout (*Salmo trutta*) in two different becks. *Journal of Animal Ecology*, 31: 305–316.
- Mills C.A. and Mann R.H.K., (1983). The bullhead *Cottus gobio*, a versatile and successful fish. *Annual Reports of the Freshwater Biological Association*, 51:76–88.
- Moore, K. M. S., and Gregory S. V.. 1988. Summer habitat utilization and ecology of cutthroat trout fry (*Salmo clarki*) in Cascade Mountain streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 1921-1930
- Ormerod S.J. and Tyler S.J. (1991). Exploitation of prey by a river bird, the dipper, *Cinclus cinclus* (L.), along acidic and circumneutral streams in upland Wales. *Freshwater Biology*, 25:105–116.
- Pepin, D. M. and Hauer F. R. 2002. Benthic responses to groundwater-surface water exchange in two alluvial rivers in Northwestern Montana. *Journal of the North American Benthological Society*. 21:370-383
- Peters, R.H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge, Cambridge University Press
- Sanford, E. (1999). Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, 283, 2095–2097
- Schoener T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122:240-285.
- Schoener T. W. 1985. Are lizard population sizes unusually constant through time? *American Naturalist*, 126:633-641.
- Sers B., 2012. INSTRUKTION FÖR IFYLLANDE AV ELFISKEPROTOKOLL I FÄLT;  
[http://www.slu.se/Documents/externwebben/akvatiska-resurser/Databaser/PROTINST20120301\\_f%C3%A4ltinstr.pdf](http://www.slu.se/Documents/externwebben/akvatiska-resurser/Databaser/PROTINST20120301_f%C3%A4ltinstr.pdf) . vers 2012-03-01

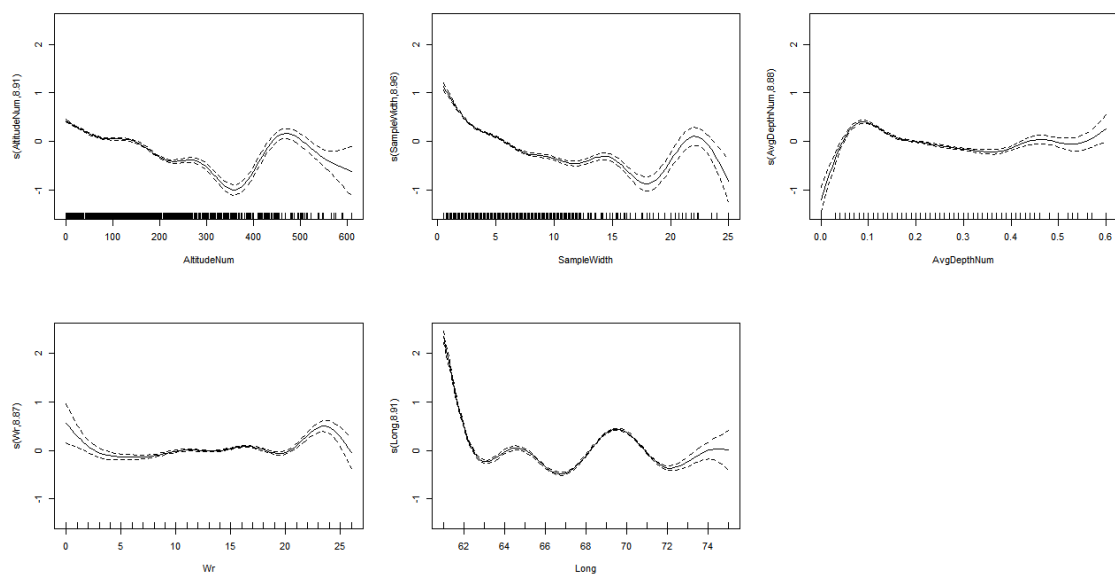


- Smyly WJP (1957). The life history of the bullhead or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 128:431–453.
- Svanbäck, R. and Eklöv, P. (2006). Genetic variation and phenotypic plasticity: causes of morphological variation in Eurasian perch. *Evolutionary Ecology Research*, 8: 37-49
- Thompson, R. M., and C. R. Townsend. 2003. Impacts on stream food webs of native and exotic forest: An intercontinental comparison. *Ecology*, 84:145–161
- Townsend C. R., Thompson R. M., McIntosh A. R., Kilroy C., Edwards E., and Scarsbrook M. R.. 1998. Disturbance, resource supply, and food web architecture in streams. *Ecology Letters*, 1:200–209
- Whittaker, 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42:207-264.
- Utzinger J., Roth C. and Peter A. 1998. Effects of environmental parameters on the distribution of bullhead *Cottus gobio* with particular consideration of the effects of obstructions. *Journal of Applied Ecology*, 35:882-892
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., and Cushing C. E. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37:130-137
- Vannote R. and Sweeney B. (1980). Geographic analysis of thermal equilibria: A conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *American Naturalist*, 115:667-695.
- Ward J., (1982). Ecological aspects of stream regulation: responses in downstream lotic reaches. *Water Pollution and Management Reviews*. 2:1-26
- Wetzel R. G. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*. 3<sup>rd</sup> edition. London. Elsevier Science & Technology.
- Wood, S. N. (2006). Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman & Hall/CRC
- Zuur A. F., Ieno E. N., Elphick C. S. 2007. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology & Evolution* 2010, 1: 3–1

## Appendix



FIGUR 1. KORRELATION MELLAN MILJÖVARIABLER



**FIGUR 1** RELATIONEN MELLAN MILJÖVARIABLERNA OCH RESPONSVARIABELN (SANNOLIKHET ATT FISKEN SOM FÅNGAS VID ELFISKE ÄR EN 0+ ÖRING ISTÄLLET FÖR SIMPA)

## SENASTE UTGIVNA NUMMER

- 2013:1 Site fidelity of a migratory species towards its annual range.  
Författare: Peter Lojander
- 2013:2 Selection of habitat and resources during migration by a large mammal – A case study of moose in northern Sweden.  
Författare: Jens Lindberg
- 2013:3 Predicting spawning bed erosion and longevity: a case study in tributaries to river Vindelälven, northern Sweden.  
Författare: Viktor Tylstedt
- 2013:4 Passage efficiency and migration behavior for adult Atlantic salmon at a Half-Ice Harbor fish ladder.  
Författare: Robert Karlsson
- 2013:5 Will Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) colonize restored tributaries in the river Vindelälven, northern Sweden?  
Författare: Erik Mellgren
- 2013:6 The influence of forestry stands treatments on brown bears (*Ursus arctos*) habitat selection in Sweden – an option for Alberta forestry?  
Författare: Anna Maria Petré
- 2013:7 The effects of Gotland pony grazing on forest composition and structure in Lojstahed, south eastern Sweden.  
Författare: Emma Andersson
- 2013:8 Social and economic consequences of wolf (*Canis lupus*) establishments in Sweden.  
Författare: Emma Kvastegård
- 2013:9 Manipulations of feed ration and rearing density: effects on river migration performance of Atlantic salmon smolt.  
Författare: Mansour Royan
- 2013:10 Winter feeding site choice of ungulates in relation to food quality.  
Författare: Philipp Otto
- 2013:11 Tidningen Dagens Nyheters uppfattning om vildsvinen (*Sus scrofa*)? – En innehållsanalys av en rikstäckande nyhetstidning.  
Författare: Mariellé Månsson
- 2013:12 Effects of African elephant (*Loxodonta africana*) on forage opportunities for local ungulates through pushing over trees.  
Författare: Janson Wong
- 2013:13 Relationship between moose (*Alces alces*) home range size and crossing wildlife fences.  
Författare: Jerk Sjöberg